УДК 595.771

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС, ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА КОМАРА-ЛИМОНИИДЫ ДАКТИЛОЛАБИСА АБЕРРАНС — DACTYLOLABIS ABERRANS SAV. (DIPTERA, LIMONIDAE)

Е. Н. Савченко

(Институт зоологии АН УССР)

Dactylolabis aberrans Sav.— один из самых своеобразных палеоарктических видов рода Dactylolabis O.-S., что при первоописании и было отражено в его видовом названии.

Полностью отвечая по совокупности признаков родовому стандарту, D. aberrans S a v. вместе с тем принципиально отличается от всех других известных видов рода Dactylolabis O.-S. строением гоноподитов самцов. Если в типичных случаях они, как правило, с двумя парами хорошо дифференцированных гоностилей, то у D. aberrans S a v. — лишь с одной (рис. 2—4). Различна и форма гоностилей. Обычно у комаров рода Dactylolabis O.-S. они имеют вид сравнительно узких удлиненных образований, расположенных параллельно продольной оси тела, а у D. aberrans S a v. гоностили короткие и расположены перпендикулярно к продольной оси тела; внешне они напоминают гоностили самцов комаров из рода Dicranomyia Steph. Как и у последних, у D. aberrans S a v. гоностили пузыревидно вздуты и снабжены мезально слегка изогнутым узким ростральным выступом.

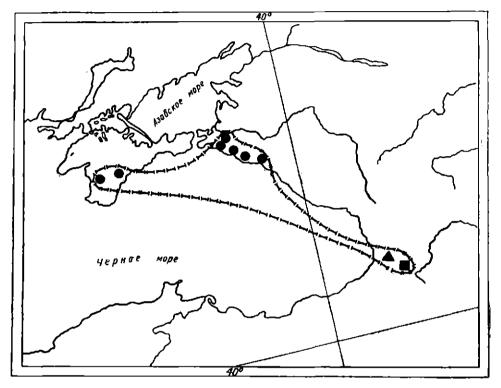
Гоноподиты самцов D. aberrans S a v. имеют примитивное строение, свойственное гоноподитам всех архаических мекоптероидов, включая наименее специализированных длинноусых из семейств Tanyderidae и Trichoceridae, самцы которых также имеют лишь одну пару гоностилей. Это дает основания видеть в D. aberrans S a v. генерализованную форму, близкую к тем первичным формам, от которых в процессе эволюции рода Dactylolabis O.-S. произошли его более специализированные виды, имеющие две пары гоностилей.

По аналогии с другими длинноусыми (Crampton, 1966) можно предположить, что парные гоностили самцов комаров рода Dactylolabis O.-S. дифференцировались из непарных путем их раздвоения и последующего вторичного обособления долей. В частности, можно легко представить их развитие из непарных гоностилей D. aberrans Sav. путем удлинения и сужения пузыревидной части последних с параллельным обособлением и перемещением из поперечного в продольное положение рострального выступа.

В связи со своеобразным строением гоноподитов самцов D. aberrans O.-S. этот вид занимает в роде Dactylolabis O.-S. таксономически крайне изолированное положение и не может быть отнесен ни к одному из двух современных его подродов (Dactylolabis s. str., Eudactylolabis A l.). По-видимому, этот вид следует рассматривать как особую архаическую ветвь развития рода Dactylolabis O.-S., отделенную от других подродовых групп последнего четко выраженным хиатусом и заслуживающую поэтому выделения в самостоятельный монотипический подрод, для которого автор предлагает название Coenolabis S a v.,

subg. п. Из дальнейшего изложения будет видно, что в пользу такого выделения говорят не только морфологические, но также зоогеографические и отчасти экологические особенности этого вида.

Впервые D. aberrans Sav. был описан из Южного Крыма, где он весьма обычен в горнолесном поясе Чатыр-Дага в долине р. Альмы (Савченко, 1963). D. aberrans Sav. встречается в Крыму также на



Puc. 1. Apean Dactylolabis (Coenolabis) aberrans Sav. Кружками обозначен номинальный подвид; квадратом — D.(C.) a. arsianensis Sav.; треугольником — D.(C.) a. imereticua Sav.

северных склонах Чатыр-Дага в районе кордона «Суат» (окрестностях с. Заповедного) и в предгорьях Роман-Коша в долине р. Качи (окрестностях с. Шелковичного). В других районах Крымского п-ва этот вид до сих пор не был обнаружен и, возможно, его там нет.

Как показали дальнейшие исследования, D.(C.) aberrans S a v. входит также в состав фауны Кавказа. Он широко распространен в горнолесном поясе западных и юго-западных склонов Большого Кавказа от его крайних северных отрогов до Лазаревского р-на включительно на юге, а затем после значительного широтного разрыва вновь появляется у верхней границы горнолесного пояса Малого Кавказа на Аджаро-Имеретинском и Арсианском хребтах. Поскольку последний заходит в пределы советского Закавказья лишь северными отрогами, а в основном расположен в меридиональном направлении на территории Турции, то можно с большой долей вероятности предполагать, что D.(C.) aberrans S a v. распространен и на северо-западе Передней Азии вне пределов СССР. С Балканского п-ва этот вид не известен.

Таким образом, по характеру географического распространения (рис. 1) D.(C.) aberrans Sav. является восточносредиземноморским

видом с ареалом переднеазиатско-закавказско-крымского, или восточнопонтийского, типа. Как для Кавказа, где он локализован в западно-закавказских причерноморских районах, так и для Южного Крыма этот вид, по-видимому, лишь субэндемичен.

Ареал подрода Coenolabis S a v., к которому принадлежит D. aberrans S a v., следовательно, весьма индивидуален и существенно отличается от ареалов подродов Dactylolabis s. str. и Eudactylolabis A I., имеющих соответственно голарктическое и западнонеоарктическое распространение (Alexander, 1967).

Судя по сравнительно ограниченному ареалу и монотипичности подрода Coenolabis Sav., а также по таксономической обособленности D. aberrans Sav., последний, очевидно, является палеоэндемом, представляющим в современной понтийской фауне остаточные элементы

третичной фауны древнего Средиземноморья.

По предварительным наблюдениям, D.(C.) aberrans S a v. в нижнем и среднем поясах гор экологически связан с влажными широколиственными пойменными лесами, в которых под пологом хорошо развита травянистая растительность, а в высокогорьях — с заболоченными участками на границе леса и субальпийских лугов, густо поросшими чемерицей и другими крупнолистными травянистыми растениями. Этим D.(C.) aberrans S a v. также отличается от видов других подродов рода Dactylolabis O.-S., являющихся типичными литофильными элементами т. н. «fauna hygropetrica» и обитающих соответственно у покрытых водорослями и перманентно смачиваемых стекающей вниз водой скал (Alexander, 1966).

На протяжении всего своего ареала, огибающего Черное м. с востока дугой, D.(C.) aberrans Sav. отличается удивительной стабильностью внешних признаков. Крымские, кавказские и переднеазиатские популяции его не отличаются друг от друга ни размерами и окраской тела, ни жилкованием крыльев или какими-либо другими внешними пластическими признаками. Сходным является у них и общий план строения гипопигия самцов, а также его гоноподитов. Исследование более интимных структур генитального аппарата выявило, однако, в гипопигии D.(C.) aberrans S a v. хорошо выраженную географическую изменчивость, отражающую уже довольно далеко зашедшую дифференциацию этого вида на несколько обособленных локальных рас, образующих один непрерывный эволюционный ряд. В настоящее время можно различить три локальные расы D.(C.) aberrans S a v.: крымскосеверозакавказскую, южнозакавказскую, или имеретинскую, и закавказско-переднеазиатскую, или арсианскую, отличающиеся между собой деталями строения IX стернита, интербаз и проктигера самцов.

Хотя между отдельными локальными расами D.(C.) aberrans S a v. и известны переходные формы, различия между ними все же достаточно велики и стабильны, чтобы каждую из них можно было рассматривать как вполне определившийся подвид или даже предвид *, стоящий на грани обособления в самостоятельный таксон видового ранга. Считать расы D.(C.) aberrans S a v. сложившимися видами-двойниками, однако, нельзя, т. к., с одной стороны, различия между ними носят скорее количественный (подвидовой), а не качественный (видовой) характер, с другой — еще не известно, могут ли эти различия служить физическим барьером, обеспечивающим надежную репродуктивную изоляцию отдельных рас в местах соприкосновения их ареалов. Ниже приводится краткая характеристика подвидов D.(C.) aberrans S a v.

^{*} Термин (предвид» употребляется тут в том же смысле, что и термин «полувид», предложенный Завадским (1967).

Dactylolabis (Coenolabis) aberrans aberrans S a v., 1963

Материал*. РСФСР— Краснодарский край, окрестности станицы Смоленской, 19.V 1963 г., 33, 29 (Савченко); окрестности пос. Кабардинки близ г. Новороссийска, 21.V 1963 г., 13, 19 (Савченко); окрестности пос. Солнцедара Геленджикского р-на, 28.V 1963 г., 13, 29 (Савченко); окрестности станицы Кривенковской Туапсинского р-на, 25.V 1963 г., 13, 29 (Савченко); окрестности пос. Лазаревского того же района, 24.V 1963 г., 53, 19 (Савченко); в 7 км к югу от пос. Лазаревского, 24.V 1963 г., 53, 29 (Савченко). УССР— Крымская обл., Чатыр-Даг, у кордона «Ольховая поляна», 27.V 1964 г., 43, 19 (Ермоленко), там же, 31.V 1964 г., 13 (Савченко), у кордона «Хыралан», 15.V 1964 г., 33 (Савченко), у кордона «Суат», 20.V 1964 г., 13 (Савченко); предгорья Роман-Коша в окрестностях с. Шелковичного, 21.V 1964 г., 33 (Савченко).

Вершина IX стернита брюшка самца медиально слегка мембранизирована и кажется поэтому раздвоенной, мезальные углы долей стернита более или менее явственно дифференцированы в бугорковидные образования и несут по пучку длинных щетинок. Интербазы на вершине расширены в интенсивно пигментированную пластинку в виде птичьей головы, а мезально целиком обособлены от проктигера, в связи с чем на сухом материале они могут быть приняты за боковые выступы IX тергита. Проктигер в основном полуперепончатый, без крупных темнопигментированных склеритов, свойственных другим подвидам D.(C.)aberrans S a v. Медиальная выемка на вершине IX тергита узкая, более или менее треугольная (рис. 2).

Распространение — горный Крым, горные районы Краснодарского края. Биотопы — пойменные леса в предгорьях и нижнем поясе гор (до 600 м над ур. м.). Время лёта — вторая половина мая.

Dactylolabis (Coenolabis) aberrans arsianensis Sav., ssp. n.

Материал. ГрузССР — Аджария, Арсианский хр. в районе пер. Годердзи, 27.V 1966 г., 4♂ (в т. ч. голотип № 148), 1♀ (Савченко), там же, 28.V 1966 г., 7♂1♀ (Ермоленко).

Вершина IX стернита самца медиально не дифференцирована, широко закруглена или почти прямо усечена и несет гребень из длинных щетинок, расположенных на крупных щетинконосных порах. Интербазы в виде изогнутых, слегка волнистых пластинок с зубцевидным мезальным выступом при основании и суженной шероховатой вершиной. Проктигер с двумя парами крупных, темнопигментированных склеритов, одна из них поперечная с хорошо выраженными шероховатыми выпуклостями, вторая имеет вид продольных, коротко опушенных почковидных образований. Медиальная выемка на вершине IX тергита более прямоугольная, чем у номинального подвида, сравнительно широкая и мелкая (рис. 3).

Распространение — Юго-Западное Закавказье (Арсианский хр.), предположительно также сопредельные районы Северной Турции. Биотопы — поросшие крупнолистными травянистыми растениями заболоченные склоны на границе лесного и субальпийского поясов (высота около 1750—1900 м над ур. м.). Время лёта — конец мая.

Dactylolabis (Coenolabis) aberrans imereticus Sav., ssp. n.

Материал. ГрузССР — Имеретия, Аджаро-Имеретинский хр., севернее пос. Бахмаро, 8.VII 1967 г., 10 ♂ (в т. ч. голотип № 147), 3♀ (Савченко).

^{*} Материал, использованный при первоописании D.(C.) aberrans Sav., сюда не включен.

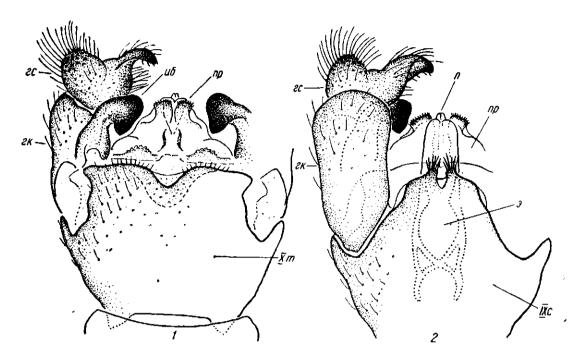


Рис. 2. Гипопигий самца Dactylolabis (Coenolabis) aberrans aberrans Sav.: 1-вид сверху; 2-вид снизу; $\varepsilon\kappa-$ гонококсит; $\varepsilon\varepsilon-$ гоностиль; $u\delta$ — интербаза; $n\rho$ — проктигер, n- пенис. 3- эдеагус. $IX\varepsilon-$ девятый стериит, $IX\tau-$ девятый тергит.

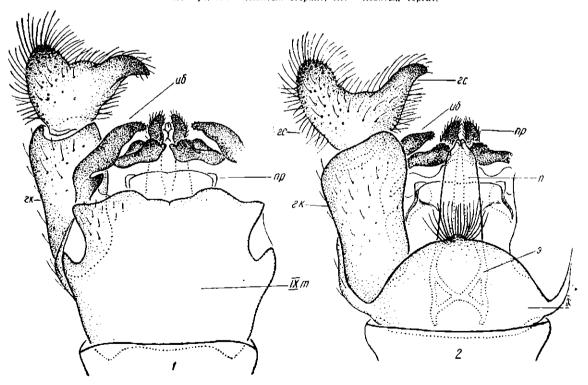


Рис. 3. Гипопигий самца Dactylolabis (Coenolabis) aberrans arsianensis Sav.: I-вид сверху; 2-вид снизу. Обозначения те же, что и на рис. 2.

Вершина IX стернита брюшка самца медиально не дифференцирована, но вытянута каудально в массивный тупоконический выступ, который несет на конце пучек длинных щетинок, расположенных на крупных щетинконосных порах. Интербазы в виде почти прямой тупо заостренной на вершине пластинки, сидящей на более коротком неправильно бокаловидном основании. Проктигер, как у D.(C.) a. arsianensis S a v., с двумя парами темнопигментированных склеритов; поперечные склериты крупные, почти гладкие, продольные — почковидные или в виде узких коротко опушенных стерженьков, которые могут быть иногда вовсе редуцированы. Вершинная выемка IX тергита, как у D.(C.) a. arsianensis S a v. (рис. 4).

Распространение — Юго-Западное Закавказье (Аджаро-Имеретинский хр.). Биотопы — те же, что и у D.(C.) a. arsianensis S a v. Время

лёта — начало июля.

D.(C.) a. arsianensis S a v. и D.(C.) a. imeretica S a v. ближе друг к другу, чем к номинальной форме. Очевидно теоретически их можно рассматривать как один, а номинальную форму — как второй потенциальный предвид, предваряющие два самостоятельные вида, на которые в процессе дальнейшей эволюции, возможно, дифференцируется D.(C.) aberrans S a v. По самкам подвиды D.(C.) aberrans S a v. в на-

стоящее время не поддаются точному определению.

Дифференциация вершины IX стернита брюшка и далеко идущая мембранизация проктигера самца являются у типулоидных признаками сравнительно высокого уровня эволюционного развития. Поэтому в ряду подвидов D.(C.) aberrans Sav. наиболее специализированным должен, очевидно, считаться номинальный подвид, имеющий на вершине ІХ стернита явственно дифференцированные шетинконосные бугорки и предельно мембранизированный проктигер, а наиболее примитивным -D.(C.) a. arsianensis Sav., характеризующийся простым сегментальным IX стернитом и сильно склеротизованным проктигером. В связи с этим можно с большой долей вероятности предполагать, что эволюция отдельных подвидов D.(C.) aberrans Sav. шла в направлении от D.(C.) a. arsianensis S a v. κ номинальной форме, а не наоборот. В пользу такой схемы говорят и экологические данные. Климатический режим южных районов ареала D.(C.) aberrans Sav., где обитает примитивный $D_{\cdot}(\hat{C}_{\cdot})$ a. arsianensis \hat{S} a \hat{v}_{\cdot} , типично гумидный (условный баланс влаги 1,0-4,0) *, а режим северных и северо-западных районов, где распространена специализированная номинальная форма, более аридный (условный баланс влаги всего 0,4—1,7). Доминирующей же тенденцией в эволюции типулоидных северного полушария, начиная с неогена, была эмансипация от влияния влажности среды, выражавшаяся в частности в таксономической перестройке исходных гигрофильных форм в мезо- и ксерофильные (Савченко, 1966).

Судя по большому геологическому возрасту рода Dactylolabis O.-S., известного в ископаемом состоянии из балтийского янтаря (Alexander, 1931), т. е. с раннего олигоцена или даже с позднего эоцена, в палеогене уже могла существовать какая-то примитивная форма D.(C.) aberrans Sav., возможно, близкая к современному D.(C.) a. arsianensis Sav. Центром ее распространения предположительно была Передняя

Азия, объединенная тогда в одну сушу с Малым Кавказом.

В северные районы Закавказья D.(C.) aberrans Sav. проник, очевидно, в неогене после прекращения островной изоляции Большого

^{*} Мировой агро-климатический справочник, под ред. проф. Г. Т Селянинова, 1937, М.—Л.

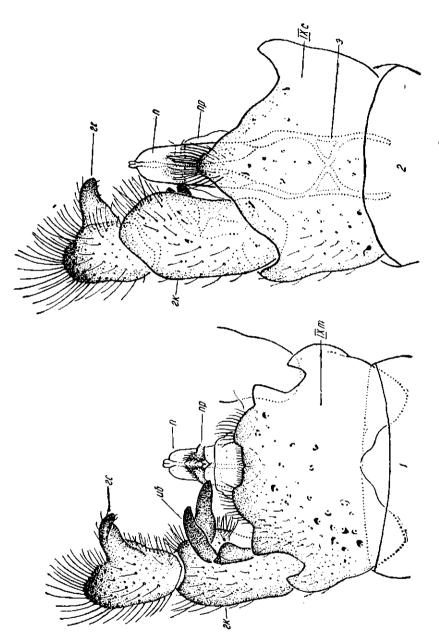


Рис. 4. Гипопигий camta Dactylolabis (Coenolabis) aberrans interetica Sav.: 1—вид сверху: 2—вид симзу. Обозначения те же, что и на рис. 2.

Кавказа от лежащих к югу от него территорий. Вероятно, его расселение в северном направлении шло параллельно с формированием в Закавказье т. н. «колхидской» флоры и связанных с ней биоценотически фаунистических комплексов передне- и малоазиатского происхождения. Косвенным доказательством этого является то, что на территории Закавказья почти совпадают современные ареалы, с одной стороны, D.(C). aberrans S a v., а с другой — колхидских флористических элементов, достигающих или почти достигающих на ссвере подобно D.(C.) aberrans S a v. широты Новороссийска (Вульф, 1944).

В эволюции внутривидовой структуры D.(C.) aberrans S a v. большую роль должны были сыграть интенсивные орогенные процессы плиоцена и начала плейстоцена, которые в значительной мере определили современную орографию и резко выраженное экологическое расчленение Закавказья. Обусловив разрывы первоначально непрерывного закавкаэского ареала D.(C.) aberrans S a v. на ряд географически и экологически изолированных участков, эти процессы тем самым способствовали аллопатрической внутривидовой дифференциации D.(C.) abberrans S á v., достигшей к настоящему времени подвидового или даже предвидового уровня.

До конца неогена, пока Крым оставался полуостровом малоазиатской суши, в его фауне D.(C.) aberrans S a v., по-видимому, не было. Только этим можно объяснить, почему он не представлен на Крымском п-ве одним из более примитивных и древних южно-закавказских подвидов или в связи с основательной таксономической перестройкой региональной фауны в плейстоцене не обособился в эндемичную крымскую форму, или же, наконец, в связи с деградацией, которой местная фауна подверглась в четвертичном периоде, вообще не выпал из нее.

На Крымский п-ов D.(C.) aberrans S a v. проник не из Южного, а из Северного Закавказья, причем скорее всего лишь в плейстоцене, т. е. в геологическом смысле сравнительно недавно.

Наиболее веским доказательством в пользу такой точки зрения является то, что и в Крыму, и в Северном Закавказье D.(C.) aberrans S a v. представлен одним и тем же геологически наиболее молодым и наиболее специализированным номинальным подвидом, который едва ли мог сложиться политоптно. Именно в связи с недавним разрывом его первоначального ареала на два участка крымские популяции номинального подвида D.(C.) aberrans S a v. в настоящее время еще ничем не отличаются от северозакавказских и в них нельзя обнаружить даже тенденции к таксономическому обособлению друг от друга. Эта тенденция могла бы наметиться за более продолжительный срок в связи с довольно широкой пространственной изоляцией обоих участков, обусловленной географически Керченским проливом и еще в большей степени экологически степными пространствами Керченского и Таманского полуостровов.

Наиболее вероятным кажется предположение, что номинальный подвид D.(C.) aberrans Sav., сформировавшись в Северном Закавказье, затем проник в Крым по горной суше, которая, по мнению некоторых биогеографов (Воинственский, 1963), существовала в плейстоцене вдоль западного побережья Кавказа, связывая его с горными районами Крыма.

Вопреки мнению ряда исследователей (Семенов, 1899; Медведсв, 1959), берущих под сомнение прямые крымско-кавказские фаунистические связи, современное географическое распространение D.(C.) aberrans S a v. лишний раз доказывает существование в плейстоцене реального прохореза между фаунами Северного Закавказья и Крымского

п-ва, что подтверждается и все возрастающим количеством фактов по распространению двукрылых насекомых (Савченко, 1966), пресмыкаю-

щихся (Щербак, 1962) и ряда других групп животных.

В заключение следует отметить, что D.(C.) aberrans S a v. представляет интерес не только с таксономической и зоогеографической, но и со сравнительно-морфологической точки зрения. В частности весьма примитивное строение гипопигия самцов D.(C.) aberrans S a v., близкое к таковому у наиболее архаических длинноусых двукрылых, позволяет подойти с принципиально иных позиций к оценке морфологической природы интербаз, чем это делалось до сих пор.

По Эдвардсу*, интербазы — это модифицированные и вторично сросшиеся с гонококситами парамеры эдеагуса, потерявшие с последним связь. Александер (Alexander, 1967a) считает, однако, такую интерпретацию интербаз ошибочной, т. к. у многих комаров-лимониид из подсем. Pedicinae есть и эти образования, и парамеры. Он склонен видеть в интербазах простые выросты гонококситов, не имеющие морфо-

логически ничего общего с эдеагусом.

У D.(C.) aberrans S a v. интербазы совершенно автономны от эдеагуса, что, по-видимому, соответствует первичному соотношению этих элементов в примитивном гипопигие длинноусых. С гонококситами и IX тергитом они связаны лишь базальной перепонкой. В то же время имеет место тесная связь интербаз со склеритами проктигера. У более примитивных D.(C.) a. arsianensis Sav. и D.(C.) a. imeretica Sav. они настолько прочно соединены друг с другом, что образуют как-бы одно целое. Это невольно наводит на мысль, не являются ли интербазы со сравнительно-морфологической точки эрения модифицированными склеритами проктигера, т. е. рудиментами постгенитальных сегментов брюшка, которые в процессе эволюции гипопигия все больше и больше обособлялись от последних, затем вторично срослись с основаниями гонококситов, став топографически (но не морфологически) их выростами, а в конце концов и вовсе редуцировались, как это наблюдается у многих комаров-лимониид и у всех комаров-типулид.

Каким первоначальным склеритам постгенитальных сегментов брюшка гомологичны интербазы, сказать без специальных сравнительно-морфологических исследований трудно. Можно лишь предположить, что эти склериты были объединены метамерно в двучленистые образования, сходные с гоноподитами, т. к. на мацерированных в едкой щелочи и просветленных интербазах D.(C.) а. imeretica S a v. явно проступают следы метамерной двучленистости.

ЛИТЕРАТУРА

Воинственский М. А. 1963. Ископаемая орнитофауна Крыма. Тр. комплексн.

В у ль ф Е. В. 1944. Историческая география растений. История флор земного шара. М.—Л.

Завадский К. М. 1967. Структура вида, В сб.: «Современные проблемы эволюционной теории». М.— Л.

Ме д в е д е в С. И. 1959. О взаимоотношении энтомофауи Крыма и Северо-Западного Кавказа. Тез. докл. IV съезда Всесоюз. энтомол. об-ва 28 января — 3 февраля

1960 г., в. І. М.— Л.
Савченко Є. М. 1963. Новий вид *Dactylolabis* О.-S. (Diptera, Limoniidae) з Криму. ДАН УРСР, № 1.
Его же. 1966. Комарі-довгоноги. В кн.: «Фауна України», т. 14, в. 1. К.

Семенов А. П. 1899. Несколько соображений о прошлом фауны и флоры Крыма по поводу нахождения там горной куропатки (Caccabis chukar G. R. Gray). Зап. импер. акад. наук, сер. VII (физ.-мат.), т. VIII, № 6.

^{*} Цит. по Александеру (Alexander, 1967a).

Щербак Н. Н. 1962. О систематике скальных ящериц (Lacerta saxicola Eversmann). Крыма и Севериого Кавказа. Зоол. журн., т. XLI, в. 9.

Alexander C. P. 1931. Crane-flies of the Baltic Amber (Diptera). Bernstein-Forschun-

gen, H. 2. Ero жe. 1966. Family Tipulidae. Connecticut Geol. and Nat. Hist. Survey, Bull. № 64. Ero же. 1967. The Crane-flies of California. Bull. California Ins. Survey, v. 8

Ero жe. 1967a. New or little-known species of exotic Tipulidae (Diptera). XIV. Pr. Roy. entom. Soc. London (B), v. XXXVI, № 5.
Crampton G. S. 1966. The External Morphology of the Diptera. Connecticut Geol. and

Nat. Hist. Survey, Bull. № 64.

Поступила 26.111 1969 г.

THE TAXONOMIC STATUS, GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION AND INTRASPECIFIC STRUCTURE OF THE LIMONIID-FLY DACTYLOLABIS ABERRANS SAV. (DIPTERA, LIMONIIDAE)

E. N. Savchenko

, (Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

Dactylolabis aberrans Sav. (1963), which is distinguished as a new subgenus Coenolabis Sav., was found alongside with the Crimea in the Transcaucasia. In the Crimea and in the north of Transcaucasia it is represented by the nominal subspecies and in the south of Transcaucasia by the new subspecies: D.(C.) a. imereticus Sav. (Adjar-Imeretinsky ridge) and D.(C.) a. arsianensis Sav. (Arsiansky ridge). The types of new subspecies, differing from each other and from the nominal form by the structure of the IXth abdominal sternite, interbase and proctiger, are preserved in the collection of the Institute Zoology of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR (Kiev).